

**ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОЗА- ТА
ВНУТРІГАНГЛІОНАРНИХ ЗВ'ЯЗКІВ ВЕРХНЬОГО
ШИЙНОГО СИМПАТИЧНОГО ГАНГЛІЮ КІШКИ**

Л. А. Чайковська, Л. М. Коваль

*Лабораторія морфології нервової системи Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

Верхній шийний симпатичний ганглії (ВШСГ) — постійний об'єкт досліджень фізіологів, анатомів і нейрогістологів. Наявні дані про його структурні особливості, нейронний склад, міжнейронні зв'язки та склад пре- і постгангліонарних нервів, потребують узагальнення.

Літературні відомості про зв'язки ВШСГ надто суперечливі. Так, класичні праці Ленглі [20] свідчать про те, що всі волокна, які входять у ганглії через прегангліонарний симпатичний нервовий стовбур, закінчуються синаптичними бляшками на клітинах ганглію. Отже, волокон, які б проходили в будь-яку нервову гілку ганглію, не існує. Але з часу праць Ленглі зібрані дані, що доповнюють його уявлення, а в деяких випадках коректують їх. Наприклад, виявлено невелику кількість м'якушевих волокон, які транзитом проходять з прегангліонарного стовбура крізь ганглії у внутрішній сонний нерв [10, 12, 14].

Ці дані підтверджені і показано, що частина транзиторних волокон надходять з гангліїв, що лежать нижче ВШСГ [3]. У складі прегангліонара виявлені дендрити аферентних нейронів, що рецептують у вузлі [1, 4, 8, 9].

Крім того встановлено [14, 19], що прегангліонарний стовбур складається не тільки з центрипетальних, але й з центрифугальних волокон, оскільки після перерізки його виявляється ретроградна дегенерація нейронів, а на пізніх строках — регенерація центрифугально спрямованих аксонів. Отже, прегангліонарний стовбур ВШСГ слід вважати змішаним нервом, який складається з центрипетально та центрифугально спрямованих волокон.

Менше вивчений склад постгангліонарних гілок ВШСГ. За даними Ленглі [20], вони складаються лише з постгангліонарних аксонів клітин ВШСГ. У своїй останній праці Скок і Іванов [11] встановили, що при подразненні шийного симпатичного нерва від нейронів ганглію внутріклітинно відводиться ортодромне збудження, а при подразненні внутрішнього сонного нерва — антидромне.

За даними Ерулара та ін. [18], в невеликій кількості випадків при подразненні внутрішнього сонного нерва в деякій кількості нейронів виникає ортодромне збудження. Скок і Іванов [11] пояснюють цю суперечність можливістю виникнення аксон-рефлексу. В експериментальних морфологічних працях [7, 14] у внутрішньому сонному нерві виявлені центрифугальні аксони, що закінчуються синаптичними бляшками на нейронах ганглію.

За даними Торської і Судакова [13], в складі цієї гілки виявляються як транзиторні аферентні волокна, так і аксони симпатичних клітин підщелепового вузла, які утворюють контакти на клітинах ВШСГ.

Барон [2], Хілларп [16], Мюррей та ін. [23] виявили в складі внутрішнього сонного нерва прегангліонарні волокна *n. vagi*, які можуть проникати у ВШСГ і закінчуватись на нейронах вузла. Ці аксони можуть входити в симпатичний нерв по анастомозах у ділянці яремного отвору, де ці нерви тісно прилягають один до одного і знаходяться в загальному сполучно-тканинному футлярі.

Отже, є досить переконливі морфологічні дані про те, що постгангліонарна гілка ВШСГ, яка йде до внутрішньої сонної артерії, є змішаним нервом, до складу якого входять центрипетально та центрифугально спрямовані волокна.

Нечисленні відомості про зв'язки ВШСГ і вузловидного ганглію. В анастомозі між ними розрізняють аксони чутливих парасимпатичних клітин, що прямують у ВШСГ [14], і аксони еферентних нейронів ВШСГ, які прямують у вузловидний ганглії. Цей факт підтверджують дані Скорицької [2], яка спостерігала ретроградну дегенерацію аксонів симпатичних клітин ВШСГ, при перетині блукаючого нерва краніальноше вузловидного ганглію. Крім того описані [24] волокна, що проходять транзитом як з пре-, так і з постгангліонарної гілки (внутрішній сонний нерв) через ВШСГ і анастомоз у стовбур *n. vagi*. Отже, і ця постгангліонарна гілка ВШСГ є змішаним нервом.

Щодо решти постгангліонарних гілок ВШСГ, морфологічних даних про їх склад не вдалося виявити.

Для з'ясування зв'язків ВШСГ ми застосували метод іритації стовбурів. Лігатуру, змочену скіпідаром, накладали на 14 діб. За даними лабораторії А. Д. Сперанського, ці строки достатні для виявлення висхідної дегенерації як в аксонах, так і в їх клітинних тілах. Одержаний матеріал фарбували за Нісслем, імпрегнували за методом Циммермана та Більшовського—Гросс в модифікації Коротченка. Дофарбовували препарати гематоксилін-еозином і карміном. Проведено чотири серії дослідів: іритація шийного симпатичного, внутрішнього сонного, верхньо-серцевого стовбурів та анастомозу між *g. cerv. super.* і *g. nodosum*.

В усіх випадках іритації досліджували зміни в *g. cerv. super.* та *g. nodosum*.

І серія. Іритація шийного симпатичного стовбура

а) Зміни у ВШСГ. Серед волокон ВШСГ і в постгангліонарній гілці внутрішнього сонного нерва виявлялись нерівномірно здуті та нерівномірно імпрегновані волокна типу В, на аксонах яких виявлено виділення аргентофільних крапель, що накопичуються біля перехватів Ранв'є, а також фрагментовані волокна Аβ (класифікація волокон за їх діаметром та наявністю м'якушевої оболонки за Ерлангером і Гассером [17]). На периферії, під капсулою вузла, простежуються пучки м'якушевих волокон типу Аβ, які прямують з прегангліонарного шийного симпатичного нерва у внутрішній сонний нерв (рис. 1, г). Більша частина безм'якушевих і м'якушевих тонких волокон залишались без змін. У верхньому полюсі вузла, в групах нейронів (25—30 клітин у кожному з 60 зрізів по 35 мк) спостерігались різноманітні стадії ектопії (рис. 1, б): набряк ядра, вакуолізація, розплавлення мембран, гідропічне переродження (рис. 1, в). На рис. 1, а — незміненний нейрон. Частина аксонів таких клітин фрагментована. Ці явища виявляють різноманітні стадії типової ретроградної дегенерації нейронів. В цих ділянках і за ходом волокон спостерігається нейронофагія та гліальна інфільтрація. Одночасно виявлена гіперімпрегнація рецепторних розгалужень та їх терміналей серед мультиполярних клітин.

б) Зміни в *g. nodosum*. В *g. nodosum* спостерігалось реактивне подразнення, гідропічне переродження та деструкція відростків



Рис. 1. Зміни в ВШСГ, його стовбурах та *g. nodosum* при іризації шийного симпатичного нерва.

а — група незмінених симпатичних нервових клітин; б — ектопія ядер групи нейронів ВШСГ, зб. 90×5; в — гідропічне переродження клітин ВШСГ, зб. 90×5; г — вакуолізація м'якушевого волокна типу Аβ у внутрішньому сонному нерві при іризації шийного симпатичного нерва, зб. 40×6; д — фрагментація м'якушевого волокна в *g. nodosum* зб. 40×6; е — нерівномірне виснаження та фрагментація відростка чутливого нейрона *g. nodosum* зб. 90×6. Імпрегнація за Більшовським в модифікації Коротченка.

груп (10—12 в кожному із 60 зрізів по 35 мк) парасимпатичних нейронів в нижньому полюсі ганглію (рис. 1, д, е). Такі ж зміни перикаріону і відростків виявлені у симпатичних мультиполярних клітинах, що трапляються в невеликій кількості у *g. nodosum*.

Отже, в групах чутливих нейронів і поодиноких симпатичних клітинах *g. nodosum* розвиваються типові ретроградні зміни.

II серія. Іризація внутрішнього сонного стовбура

а) Зміни у ВШСГ. В ганглії спостерігалась невелика кількість нерівномірно здутих м'якушевих волокон типу Аβ, м'якушеві волокна типу В у стані деструкції, невелика кількість тонких м'якушевих волокон типу С — крихтовидно розпадаються.

По всьому ганглію розсіяні групи клітин з ектопією ядра і центральним тигролізом, інші — гіпераргентофільні, пікнотично змінені. Відростки їх різкоаргентофільні, нерівномірно здуті, зігзагоподібно

скручені, в деяких випадках фрагментовані. На окремих нейронах спостерігається деструкція аксосоматичних та аксодендритичних термінальних бляшок: здуття, гіпераргентофілія, крихтоподібний розпад. Перероджуються термінали, що належать до аксонів клітин, які знаходяться за межами вузла.

б) Зміни в *g. nodosum*. В ганглії спостерігається розпад м'якушевих волокон типу В та їх синаптичних бляшок. Виявлені зміни

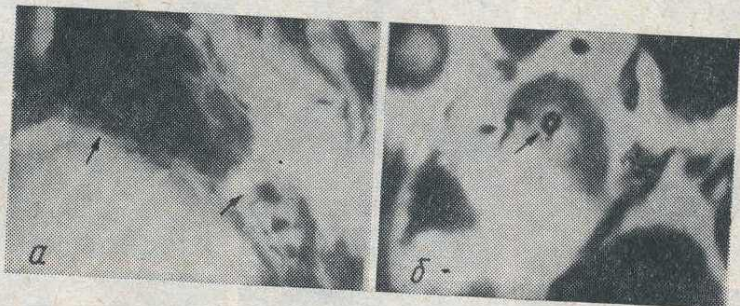


Рис. 2. Зміни *g. nodosum* при іритациї внутрішнього сонного нерва.
а — різка гіперхромія мультиполярного симпатичного нейрона, фрагментація його аксона. Поряд видно ніжно імпрегнований парасимпатичний нейрон;
б — деформована, набрякла кільцевидна синаптична бляшка на тілі чутливого нейрона *g. nodosum* 3б. 90×6. Імпрегнація за Більшовським в модифікації Коротченка.

окремих парасимпатичних нейронів (зморщування або вакуолізація — з фрагментацією відростків; рис. 2, а). Поряд з незміненими парасимпатичними нейронами трапляються також поодинокі симпатичні мультиполяри з явною ектопією ядра або різкою аргентофілією (рис. 2, а). Спостерігається деформація, набрякання та розпад аксосоматичних терміналей на парасимпатичних нейронах (рис. 2, б). Відзначаються також поодинокі симпатичні мультиполяри з явною ектопією ядра або різкою аргентофілією.

III серія. Іритация верхньосерцевого стовбура

а) Зміни у ВШСГ. В центрі вузла простежується пучок нервових волокон різного калібру в стані валерівського переродження. Поодинокі м'якушеві волокна середнього калібру подразнені. Групи нейронів (15—20 у 60 зрізах по 35 мк), що лежать біля місця виходу гілки з вузла, різко аргентофільні, частина з них у стані коагуляційного некрозу з фрагментацією аксона. Отже, як відростки, так і тіла цих клітин ретроградно змінені. Спостерігається достатня проліферація та інфільтрація навколишньої глії. Одночасно на клітинах ганглію спостерігається крихтоподібний розпад синаптичних бляшок.

б) Зміни в *g. nodosum*. Спостерігаються подразнені м'якушеві волокна Аβ.

Результати цієї серії дослідів свідчать про те, що верхньосерцевий нерв в основному складається з аксонів групи клітин ВШСГ, що лежать близько місця виходу гілки з ганглію, а також з волокон, що входять у вузол по цій гілці. Частина з них утворюють синаптичні бляшки на невеликій кількості нейронів ВШСГ, решта проходять транзитом у *g. nodosum*.

IV серія. Іритація анастомозу між *g. cerv. super.* і *g. nodosum*

На всіх препаратах інтенсивна проліферація глії в ВШСГ навколо лікнотично змінених клітин. Біля полюса внутрішнього сонного нерва проліферація глії найбільш інтенсивна. В анастомозі зрідка спостерігаються парасимпатичні клітини. Вдалося простежити, як один відросток чутливої парасимпатичної клітини прямує в ВШСГ, а інший — в *g. nodosum*.

Обговорення результатів досліджень

Експериментальне вивчення складу чотирьох гілок ВШСГ показало, що кожен з цих нервових стовбурів є змішаним і складається як з вхідних, так і з вихідних волокон. Так прегангліонарний шийний симпатичний нерв утворений аксонами першого симпатичного нейрона, більшість з них синаптично закінчуються на клітинах ганглію, але частина аксонів проходять транзитом у внутрішній сонний нерв. (При іритації шийного симпатичного нерва перероджуються волокна типу *Aβ* і *B*, які проходять крізь ганглії у внутрішній сонний нерв, серія I). З аксонами шийного симпатичного нерва у ганглії входять дендрити аферентних нейронів спинномозкових вузлів, що закінчуються в ганглії рецепторами, їх переродження ми спостерігаємо при іритації прегангліонара. За даними Де Кастро [15], Колосова [6], Мілохіна [9] відомо, що в ВШСГ є чутливі закінчення. Крім аксонів, що входять у ВШСГ, шийний симпатичний нерв має аксони, які виходять з ганглію. Валерівську дегенерацію їх центральних відрізків та ретроградні зміни нейронів ми спостерігали після іритації прегангліонара (серія I). Ці факти підтверджують дані Шаширіної [14], яка після перерізки шийного симпатичного нерва спостерігала регенерацію каудально спрямованих волокон.

Крім того, в складі волокон, що виходять з прегангліонара ВШСГ, спостерігаються аксони симпатичних еферентних нейронів і парасимпатичних аферентних нейронів *g. nodosum*. Ці аксони транзитом проходять крізь анастомоз у шийний симпатичний нерв. Таке розповсюдження волокон простежено завдяки їх ретроградним змінам при іритації прегангліонара ВШСГ.

Постгангліонарна гілка ВШСГ — внутрішній сонний нерв, крім постгангліонарних аксонів, які виходять з вузла і прегангліонарів I симпатичного нейрона, що проходять через ВШСГ транзитом, має в своєму складі також аксони симпатичних і парасимпатичних нейронів, які лежать в *g. nodosum*. Вони йдуть транзитом крізь анастомоз і ВШСГ у внутрішній сонний нерв. Цей шлях простежили завдяки валерівській дегенерації волокон при іритації внутрішнього сонного нерва (серія II). У складі внутрішнього сонного нерва є волокна, що вступають у ганглії. До них відносяться аксони інтрамуральних клітин II типу Догеля, частина яких утворюють контакти з клітинами ВШСГ, а останні крізь анастомоз проникають у *g. nodosum*. Дегенерацію їх терміналей ми спостерігаємо на клітинах ВШСГ та клітинах *g. nodosum*, при іритації внутрішнього сонного нерва (серія II). Цей хід волокон виявив також Стерншейн [24]. Він спостерігав переродження синаптичних бляшок на клітинах *g. nodosum* після перетину постгангліонарної гілки, внутрішнього сонного нерва, ВШСГ.

Частина аксосоматичних терміналей, що перероджуються при іритації внутрішнього сонного нерва, можуть належати аксонам першого симпатичного нейрона, який знаходиться в ядрах довгастого мозку. Таку можливість доводять [7, 14].

З внутрішнього сонного нерва в ганглії входять також дендрити аферентних нейронів, про що свідчить розпад рецепторів в *g. nodosum* після іритації внутрішнього сонного нерва.

Постгангліонарна гілка ВШСГ — верхньосерцевий нерв також виявився змішаним, до складу його, крім постгангліонарних аксонів клітин ВШСГ, входять аксони інтрамуральних нейронів, які надходять у ганглії; частина цих аксонів перериваються на клітинах ганглію, останні транзитом крізь анастомоз потрапляють в *g. nodosum*. Валерівська дегенерація терміналей на клітинах ВШСГ та розпад транзитних волокон в *g. nodosum* простежені при іритації верхньо-серцевої гілки (серія III).

Слід також відзначити, що після двотижневої іритації прегангліонарного шийного симпатичного нерва, за схемою Ленглі, слід було чекати тотальну деструкцію синаптичних терміналей ВШСГ, але ми впевнилися, що частина аксосоматичних та аксодендритичних терміналей в усіх дослідах залишаються незмінними. Такі незмінні синаптичні термінали не можуть належати до аксонів першого симпатичного нейрона, які входять до складу нерва, що іритується. Отже, вони можуть бути терміналами аксонів, які входять крізь постгангліонарні гілки (синаптичні термінали, що дегенерують при іритації внутрішнього сонного нерва, верхньосерцевого нерва, анастомозу з *g. nodosum*). Ці факти доводять існування контактів аксонів інтрамуральних симпатичних нейронів з нейронами ВШСГ. Такі міжнейронні контакти можуть забезпечувати функцію периферичних рефлекторних дуг, що замикаються в ВШСГ.

З іншого боку, неушкоджені синаптичні контакти на клітинах ВШСГ можуть належати до аксонів клітин, які лежать у самому ганглії. Ми показали, що саме ці клітини та їх термінали зберігаються на тілах нейронів, що зазнають переродження в умовах культури *in vitro* [5]. Слід згадати, що ще в 1924 р. Лаврентьев на пізніх строках перерізки всіх пре- і постгангліонарів ВШСГ спостерігав незмінні синаптичні бляшки в ганглії і довів цим наявність внутрігангліонарних міжнейронних контактів.

Висновки

Викладені експериментальні дані виявили: 1) змішаний склад пре- і постгангліонарних гілок ВШСГ; 2) підтвердили можливість існування внутрігангліонарних проміжних нейронів; 3) встановили синаптичні контакти інтрамуральних нейронів з нейронами ВШСГ, чим доводиться можливість замикання в ганглії периферичних дуг.

Література

1. Бабминдра В. П. — Арх. анат. гист. и эмбр., 1965, 10, 77.
2. Барон М. А. — В сб.: Труды I Моск. мед. ин-та, М., 1935, I.
3. Быков К. М., Шевелева В. С. — ДАН СССР, 1955, 102, 409.
4. Коблов Г. А. — Бюлл. exper. биол. и мед., 1963, IV, 2, 113.
5. Коваль Л. М. — Фізіол. журн. АН УРСР, 1970, XVI, 3, 357.
6. Колосов Н. Г. — В сб.: Труды Ин-та физиол. им. Павлова АН СССР, 1952, I, 534.
7. Корейша Л. А., Раппопорт Я. Л. — Мед.-биол. журн., 1929, 6, 3.
8. Лукашин В. Г. — ДАН СССР, 1969, 189, 4.
9. Милохин А. А. — Чувствительная иннервация вегетативных нейронов, Л., 1967.
10. Никифоров А. Ф. — Реакция чувствительных и двигательных нейронов при нарушении их связей. Автореф. дисс., М., 1955.
11. Сок В. И., Иванов А. Я. — Нейрофизиология, 1970, 2, 2.
12. Скорицкая В. М. — Арх. анат. 1970, 3, 80.

13. Торська І. В., Судаков Ю. М.—Фізіол. журн. АН УРСР, 1963, 9, 673.
14. Шаширина М. И.—Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1963, 45, 9, 59.
15. Castro de F.—Bol. de la Soc. exp. de Biol., 1917, 7, 35.
16. Hillarp H.—Acta anat., 1946, 2, suppl. 4.
17. Эрлангер и Гассер—(цит. по Бабскому Е. Б. «Физиология человека», М. «Медицина», 1966).
18. Erlkar S., Woodward I.—J. Physiol., 1968, 199, 189.
19. Foley I.—Anat. Rec., 1941, 79, 3, 21.
20. Langley I.—J. Physiol., 1897, 23, 215.
21. Langley I.—J. Physiol., 1904, 31, 244.
22. Lawrentiew B.—Anat. Anz., 1924, 58, 17/18, 529.
23. Murray I., Thompson I.—Brit. Med. Bull., 1957, 13, 3, 213.
24. Sternschein E.—Zeitschr. für. Anat. und Entwicklung, 1922, 64, 441.

Надійшла до редакції
3.II 1971 р.

EXPERIMENTAL INVESTIGATION OF EXTRA- AND INTRAGANGLION CONNECTIONS OF THE CAT UPPER CERVICAL SYMPATHETIC GANGLION

L. A. Chaikovskaya, L. M. Koval

Laboratory of Morphology of Nervous System, the A. A. Bogomoletz Institute
of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Summary

Chronic irritation of nerve trunks of the ganglion cervicalis superior (GCS) shows that in the nervus cervicalis sympaticus (NCS) the axons of the first sympathetic neuron synaptically interrupted on GCS cells or passing as transit into the internal carotid nerve enter the ganglion. Axons of some GCS neurons, transit axons of sympathetic and parasympathetic neurons of the node-like ganglion, dendrites of cerebro-spinal afferent neurons receiving in the ganglia come into NCS from the ganglion. Synaptic terminals preserving after NCS irritation may belong to intermediate GCS neurons, the bodies, processes and terminals of which are also preserved in GCS transplantates. The axons of the second sympathetic neuron, transitory axons of the first sympathetic neuron as well as single axons of sympathetic and parasympathetic neurons of the node-like ganglion come out of GCS in a composition of the internal carotid nerve come. Axons of intramural cells of the Dogel II type, synaptically interrupted on GCS neurons, transitory axons of intramural or central neurons ending on neurons of the node-like ganglion, transitory dendrites of sensory neurons forming receptors in the node-like ganglion come into GCS as involved into the composition of the internal carotid nerve. In a composition of the superior cardiac nerve postganglionic axons of the second sympathetic neuron come out of GCS and axons of intramural neurons synaptically interrupted in GCS as well as transitory fibres directed to the node-like ganglion enter it. Transitory fibres from pre- and postganglionic trunks of GCS and axons of the second sympathetic neuron of GCS pass in a composition by GCS anastomosis with the node-like ganglion. The revealed synaptic contacts of intramural neurons of the Dogel II type with the ganglion neurons prove the possibility of peripheral reflectory arches to be closed in GCS.